

# La biodiversité des petits bois, « anthroposystèmes insulaires » dans les plaines de grandes cultures : l'exemple du Gâtinais occidental

*The forest patches biodiversity,  
"island anthroposystems" in openfield landscapes:  
the Western Gâtinais (France) case.*

Marine Linglart

Patrick Blandin

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Hommes-Natures-Sociétés ».

## Résumé

L'étude de 71 îlots boisés dans le Gâtinais occidental, vaste plateau s'étendant entre les massifs de Fontainebleau et d'Orléans, nous a permis de tester la pertinence des théories de la biogéographie insulaire et de l'écologie du paysage pour interpréter leur diversité floristique. Composée de 671 espèces de Cryptogames et Phanérogames vasculaires presque toutes banales (une seule protégée au niveau national), la flore de ces îlots illustre le concept de « biodiversité ordinaire ». D'un îlot à l'autre, on observe une grande diversité de situations, tant au niveau du nombre d'espèces par îlot (18 à 270 espèces), que par la répartition des espèces, puisque 57 % sont présentes dans au plus cinq bois.

La théorie de la biogéographie insulaire est vérifiée, en ce qui concerne la relation aire-espèces, en dépit d'exemples contradictoires ; elle l'est beaucoup moins nettement pour l'effet d'isolement. Deux phénomènes influent positivement sur la richesse spécifique : l'effet d'archipel (des boisements proches entre eux facilitent les flux d'espèces) et l'effet matrice, lié à son hétérogénéité structurale (cultures, jachères, chemins enherbés...). Aucun lien n'a été vérifié entre la richesse spécifique et une ancienneté minimale avérée en comparant des îlots existant avant 1880 et des îlots « néoformés » : le flux de dissémination des espèces semble très rapide.

La prise en compte de facteurs anthropiques apparaît indispensable pour expliquer la diversité floristique. En effet, les surfaces, formes et positions relatives des îlots découlent directement de l'organisation des terroirs et les pratiques forestières ou leur abandon (phénomènes qui s'expriment différemment selon la surface des bois) peuvent engendrer une forte hétérogénéité structurale favorable à l'accroissement du nombre d'espèces. De l'intrication des processus spontanés et des processus anthropiques résulte pour chaque îlot une trajectoire particulière.

## Abstract

To the south of Paris, between the Fontainebleau and Orléans forests, an extensive plateau forms the Western Gâtinais. The openfield landscape is made of many forest patches. A sample of 71 woodlots was studied in order to characterize their flora and to test the predictions of Island Biogeography and Landscape Ecology as regards to the richness of their species assemblages.

We found 671 species overall. From one patch to the next, the species numbers vary greatly (minimum: 18; maximum: 270). The composition of assemblages is diversified, as 57 % of the species are present in less than 6 woodlots.

The classical species-area relationships is not falsified, despite of some contrary examples. On the other hand, results are unclear as regards the isolation effect. Our results suggest that two landscape characteristics have a positive influence on the species richness: 1 - when forest patches form "archipelagos", the species flows are probably facilitated, resulting in a higher species number in each patch (the "archipelago effect"); 2 - the species richness of a patch is related to the level of ecological heterogeneity of the surrounding landscape matrix. The comparison of old woodlots (existing before 1880) and "neo-patches" (created since 1880) does not reveal any correlation between species number and age: neo-patches can be as rich as old patches; this observation suggests rapid dissemination processes.

Human causes are to be taken into account to explain the differences of species richness between patches. We have established a global index of human influence: in large woodlots (5 ha and more), the species richness is significantly correlated to this index. The diversity of practices depends on the size of the woodlots; the areas, shapes and relative locations of woodlots result from the evolution of land use: woodlots are "anthroposystems". The trajectory of each one and the present state of its biodiversity is the result of a particular web of interactions between spontaneous and human-driven processes.

**Mots-clés** Biodiversité, îlots boisés, insularité, écologie du paysage, Gâtinais, anthroposystème

**Key-words** *Biodiversity, forest patches, island biogeography, landscape ecology, anthroposystems, Gâtinais (France)*

## Introduction

La théorie de la biogéographie insulaire (McArthur & Wilson, 1963, 1967) a proposé un modèle à forte valeur heuristique, en postulant que la richesse en espèces d'une île résulte d'un équilibre dynamique entre l'arrivée d'espèces émigrant d'un « continent-source », arrivée d'autant plus improbable que la source est éloignée, et l'extinction d'espèces n'arrivant pas à s'installer durablement, phénomène d'autant plus probable que l'île est petite.

Ce modèle n'a pas été réservé à l'interprétation de la richesse en espèces des « îles vraies » ; il a été transposé aux habitats isolés au sein d'espaces écologiquement différents, et il a servi à de multiples raisonnements sur le dimensionnement des espaces protégés et sur les effets de la fragmentation des écosystèmes vis-à-vis de leur biodiversité (par exemple : Forman *et al.*, 1976 ; Helliwell, 1976 ; Blondel, 1995 ; Zuidema *et al.*, 1996 ; Gilg, 2003).

Visuellement, les unités boisées ponctuant les paysages d'openfield sont comme des « îles », dont la richesse en espèces pourrait être déterminée conformément à la théorie ; en même temps, on les imagine facilement comme des « îlots de nature » préservant une diversité biologique disparue des espaces agricoles hautement artificialisés qui les entourent. Cette question du rôle des îlots boisés dans la conservation de la diversité des espèces, déjà posée par exemple par Forman *et al.* (1976) ou Helliwell (1976), l'est toujours deux décennies plus tard, comme en témoignent les travaux de Grashof-Bokdam (1997) aux Pays-Bas, ou ceux de Honnay *et al.* (1999) en Belgique. En France cependant, les réflexions sur la protection de la bio-

diversité forestière, s'avèrent surtout tournées vers le devenir des forêts « naturelles » (Schnitzler-Lenoble, 2002 ; Vallauri, 2003) ou du moins des forêts de surface importante (Gosselin & Laroussinie, 2004), même si des auteurs comme Balent (1996), Deconchat & Balent (1996) ou Galochet (2001, 2003) attirent l'attention sur le rôle des îlots boisés comme refuges de biodiversité.

La théorie de la biogéographie insulaire a inspiré un appel d'offres intitulé « *Biodiversité et morcellement en zones de grande culture* », lancé en 1990 par le comité « Écologie et gestion du patrimoine naturel » du Ministère de l'Environnement. À l'échelle des habitats – notamment les « bosquets » – plusieurs thèmes de recherche étaient proposés, mettant l'accent sur le rôle joué par les habitats fragmentés, en fonction de leur surface, dans le maintien d'une richesse spécifique « proche de celle des habitats-sources ». L'appel d'offres demandait en outre de prendre en compte l'influence de la structure et de l'histoire de ces milieux sur leur capacité à maintenir cette richesse. Cet appel invitait ainsi à s'intéresser à des entités boisées qualifiées de « forêts de l'entre-deux » (Arnould, 1991), voire d'« OFNI » (« Objets Forestiers Non Identifiés », Da Lage, 1995) par différence tant avec les grandes forêts anciennes qu'avec les nouvelles plantations réalisées à des fins de sylviculture industrielle. Difficiles à prendre en compte dans des statistiques macroscopiques, ces entités boisées sont par exemple restées à l'écart d'une vaste synthèse sur les forêts d'Europe (Arnould *et al.*, 1997).

Inspiré par l'appel d'offres du Ministère de l'Environnement, mais conçu en réponse à un appel ultérieur du Comité « Systèmes ruraux » du Programme Environnement du Centre National de la Recherche Scientifique, un programme intitulé « *Devenir des îlots boisés dans les plaines de grande culture : l'exemple du Gâtinais nord occidental* » a été mis en œuvre de 1992 à 1994 entre le massif forestier de Fontainebleau au Nord et la forêt d'Orléans au Sud (Blandin, 1992 ; Linglart, 1992 ; Blandin & Arnould, 1996 ; Girard & Baize, 1996). Des études floristiques et faunistiques, centrées sur un bois assez grand (le Bois Bouchereau, d'une surface de l'ordre de 40 ha) et sur quelques bois périphériques plus petits, ont révélé une richesse biologique assez surprenante dans le bois principal, mais faible dans les bois satellites, et ce d'autant plus que l'on considérait des bois plus petits. Il y avait là des observations en cohérence avec les prédictions du modèle de la biogéographie insulaire. Afin d'approfondir l'influence, sur la biodiversité des îlots boisés, de leur taille et de leur degré d'isolement, un nouveau travail a été mené sur un échantillon de bois beaucoup plus important (Linglart, 1996, 2000).

Non réellement défini par Wilson (1988), le concept de biodiversité, fourre-tout commode pour certains (Blondel, 1995), véritable paradigme pour d'autres (di Castri & Younès, 1996), est envisagé à divers niveaux d'organisation (McNelly *et al.*, 1990 ; Blandin, 2004). Pour notre démarche, il nous a semblé que la richesse en espèces constitue un descripteur pertinent de la

biodiversité : en effet, très tôt les réflexions sur les phénomènes d'insularité ont porté sur la richesse spécifique (voir par exemple Arrhenius, 1921) et la théorie de la biogéographie insulaire elle-même raisonne sur le nombre d'espèces susceptibles de coexister dans une île. Cette variable quantitative présente en outre l'avantage de pouvoir être intégrée dans des analyses statistiques, soit en valeur absolue, soit en classes de valeur.

Le modèle de la biogéographie insulaire est muet sur la structure écologique des îles, considérées, par simplification extrême, comme des « réceptacles neutres » accueillant une communauté dont la richesse et la composition en espèces dépendraient uniquement de la superficie et de la position des îles par rapport à des sources potentielles. Le développement de l'écologie du paysage (Forman & Godron, 1986 ; Burel & Baudry, 1999) a mis l'accent sur l'importance de l'hétérogénéité des systèmes écologiques et sur les interactions pouvant exister entre des milieux formant des entités isolées et la matrice écologiquement différente qui les englobe. Honnay *et al.* (1999), par exemple, ont mis en évidence le rôle de la diversité des habitats dans le déterminisme de la richesse en plantes vasculaires dans un ensemble de 234 îlots boisés de l'ouest de la Belgique et du nord de la France. Dès 1981, Forman et Godron avaient résumé les facteurs impliqués dans le déterminisme de la diversité spécifique d'un système écologique par la formule *Diversité = f (diversité des habitats ± perturbations + surface + âge + hétérogénéité de la matrice - isolement - effet de lisière)* : ils introduisaient ainsi, outre la surface et l'isolement, le rôle de l'hétérogénéité de ce système et de la matrice qui l'inclut, le rôle des perturbations, qui peuvent être d'origine naturelle ou humaine, et l'influence l'âge du système, en admettant que plus il est ancien, plus il a eu le temps de s'enrichir en espèces. Bien des auteurs ont depuis souligné la nécessité de prendre explicitement en compte l'influence des activités humaines pour comprendre la composition spécifique des milieux de longue date anthropisés, que l'on se plait aujourd'hui à appeler « anthroposystèmes » (voir par exemple Saunders *et al.*, 1991 ; Hobbs & Saunders, 1993 ; Lecomte, 1994 ; Da Lage, 1995 ; Le Cœur, 1996 ; Hotyat & Galochet, 2001). Dans le sillage des « ethnosciences » (Friedberg, 1992), il s'agit de développer une « ethnologie des paysages » (Dubost & Lizet, 1995), en fait une véritable ethnoécologie (Blandin, 1996a).

Les îlots boisés ont une histoire, ils ont une structure qui dépend des pratiques d'exploitation forestière, enfin, ils sont le lieu d'activités diverses, à moins d'un total abandon : il faut donc se poser la question de l'influence possible de ces multiples facteurs d'origine anthropique sur leur biodiversité. Nous avons en conséquence conçu un projet qui permette d'évaluer non seulement l'effet sur cette biodiversité des facteurs classiques (superficie, isolement) de la théorie de la biogéographie insulaire, non seulement celui du degré d'hétérogénéité de la matrice agricole environnante, mais aussi celui des activités humaines, sans oublier de tenir compte, dans la mesure du possible, de la plus ou moins grande ancienneté des îlots.

## 1 Le territoire du Gâtinais occidental

Par « Gâtinais occidental », nous désignons un territoire qui s'étend à la fois sur la Région Centre (Nord du département du Loiret) et sur la Région Ile-de-France (Sud du département de Seine-et-Marne). Il est formé par un vaste plateau qui s'étend sur environ 1 500 km<sup>2</sup> et est délimité par des frontières naturelles : au Nord le massif forestier de Fontainebleau, à l'Est la vallée du Loing, à l'Ouest celle de l'Essonne, au Sud celle de la Bézonde et les massifs constituant la forêt d'Orléans (Fig. 1). Ce plateau, d'une altitude moyenne de 110 m, se relève vers le Nord et l'Est. Peu vallonné, son relief est néanmoins irrégulier ; les pentes sont faibles et courtes, le réseau des talwegs est complexe et contourné. Ici et là subsistent des buttes témoins. Les substrats géologiques dominants sont le calcaire et la molasse du Gâtinais, qui donnent un caractère sec à la région. Les rivières sont absentes du nord et du centre du plateau ; en revanche elles

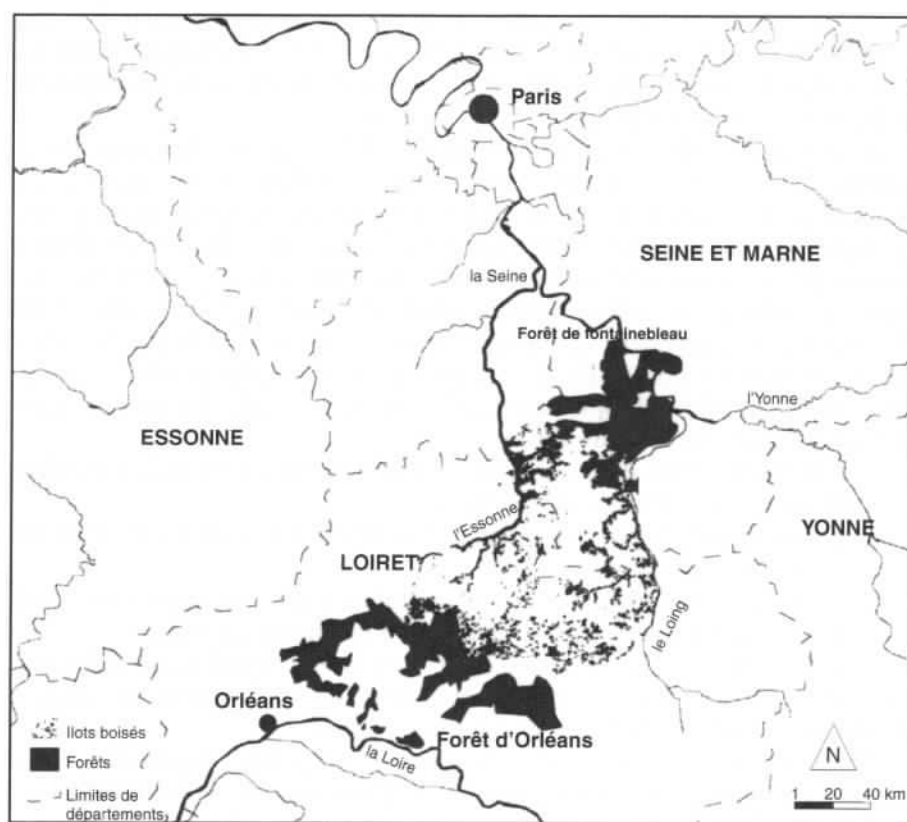


Fig 1 Situation géographique et administrative du Gâtinais occidental  
*Geographical location of Western Gâtinais*

drainent le sud de la région, avec notamment le Fusain et la Bézone. À l'Est, vers Sceaux-du-Gâtinais, une large dépression accueille une zone humide sous-tendue par l'argile de décarbonatation du calcaire de Beauce inférieur. Les activités agricoles occupent de grandes étendues, contribuant à la persistance d'un paysage d'openfield, rythmé de bois dispersés.

## 2 Constitution de l'échantillon et évaluation de la biodiversité végétale

Un échantillon de 70 îlots, sélectionnés dans une population de 920 bois, a été constitué de façon à couvrir une large gamme de tailles. Nous avons en outre utilisé les données relatives au Bois Bouchereau, étudié antérieurement ; en tant que noyau principal d'un petit archipel compact et globalement très isolé, nous l'avons traité comme un bois isolé. La question des « continents-sources » a été envisagée tout d'abord en évaluant la possibilité que les massifs forestiers de Fontainebleau et d'Orléans puissent jouer ce rôle vis-à-vis des îlots. Mais une autre échelle d'analyse s'imposait : en effet, les îlots sont souvent peu éloignés les uns des autres, de sorte que certains peuvent être des sources d'espèces pour d'autres. Ceci nous a conduit à envisager l'existence d'un « effet d'archipel » : la biodiversité d'un îlot ne pourrait-elle pas dépendre de la biodiversité présente dans les îlots proches ?

La population dont ont été extraits les 70 îlots a été elle-même sélectionnée à partir d'une analyse multicritères (Linglart, 1996) prenant en compte, pour chaque bois : sa surface, son indice de massivité, son substrat géologique – sa situation topographique. La sélection de l'échantillon a ensuite pris en considération deux critères fondamentaux : i)- la surface, de façon à obtenir une représentation satisfaisante de la gamme des tailles observées ; ii)- l'isolement (distance d'un bois au bois le plus proche). Ont été ainsi retenus 8 bois isolés, c'est-à-dire distants du plus proche voisin de plus 500 m, et 62 bois appartenant à 8 « archipels » (tab. 1), ceux-ci étant définis selon les critères suivants :

- la distance maximale entre deux bois appartenant à un même archipel est de 500 m (distance d'isolement) ;
- chaque bois d'un archipel est plus proche d'un bois du même archipel que de tout autre bois ;
- les limites d'un archipel doivent englober toutes les liaisons en ligne droite existantes entre deux éléments d'un même archipel.

Lorsque tous les bois d'un archipel n'ont pas été étudiés, les bois analysés n'ont pas été déterminés de façon aléatoire, mais choisis de façon à former un « sous-archipel » respectant ces critères.

Nous n'avons considéré que la diversité végétale, exprimée par le nombre des espèces de Cryptogames et de Phanérogames vasculaires inventoriées dans les bois étudiés. Les prospections ont été planifiées de façon à rendre hautement probable l'exhaustivité des inventaires. En particulier, par photointerprétation et repérage sur le terrain, des unités de végétation ont

**Tab. 1** Nombres de bois isolés (NI) et de bois inclus dans des archipels (NA) sélectionnés par classe de surface (S).

*Number of isolated forest patches (NI) and number of patches included in archipelagos (NA) according to area (S) classes.*

S (ha)	NI	NA
< 0,5[	2	5
[0,5-1[	3	5
[1-3[	2	21
[3-5[	1	14
[5-10	0	11
[ 10-40	1	6

été définies pour chaque îlot, de façon à organiser les inventaires en parcourant à différentes reprises chaque unité. Les listes établies et ont été comparées à celle de la Flore Forestière Française (Rameau *et al.*, 1989). À partir de là nous avons distingué les espèces « forestières », répertoriées dans cette flore, et les espèces « non-forestières ».

### 3 La flore des îlots boisés du Gâtinais occidental : une biodiversité ordinaire, mais une remarquable diversité de situations

Au total, 671 espèces de Cryptogames et Phanérogames vasculaires ont été recensées. Parmi elles, 322 sont répertoriées dans la Flore Forestière Française (Rameau *et al.*, 1989), soit plus de la moitié des espèces susceptibles d'être rencontrées en ambiance forestière dans les plaines et collines non méditerranéennes, jusque vers 700-800 m d'altitude. Collectivement, les 71 îlots boisés étudiés hébergent donc une biodiversité végétale élevée, dominée par 60 % d'espèces subatlantiques ou subméditerranéennes, et par 30 % d'espèces eurasiatiques ou méditerranéennes. Le Gâtinais occidental se caractérisant par une tendance à la sécheresse édaphique et climatique et par la dominance d'un gradient trophique basique, près de 30 % des espèces sont calcicoles et environ 33 % xérophiles, tandis que les espèces hygrophiles représentent moins de 8 % de l'ensemble.

Parmi les 671 espèces, nous n'en avons trouvé qu'une protégée au niveau national, *Adonis vernalis* L. (Linglart & Hladick, 1999 ; Linglart *et al.*, 1999), et trois protégées au niveau régional, en Région Île-de-France ou en Région Centre : *Amelanchier ovalis* L., *Sanguisorba officinalis* L. et *Cephalanthera damasonium* (Miller) Druce. La flore des îlots est donc pauvre en espèces à valeur patrimoniale légalement reconnue et riche en espèces communes : on peut parler à son sujet d'une « biodiversité ordinaire ».



La richesse spécifique moyenne par îlot est de 98, avec de très fortes variations (minimum et maximum observés : 18 et 270 espèces). Le tableau 2 présente la répartition des espèces en forestières et non forestières, en considérant 4 classes de richesse spécifique ; les îlots les moins riches possèdent un fort pourcentage d'espèces forestières, alors que les îlots les plus riches ont une proportion en moyenne nettement plus importante d'espèces non forestières.

**Tab. 2** Proportions (%) d'espèces forestières (RSF) et non forestières (RSNF) par classe de richesse spécifique (N : nombre d'îlots ; RS : richesse spécifique ; RSm : richesse spécifique moyenne).

*Percentage (%) of forest species (RSF) and not forest species (RSNF) according to classes of species richness (N: number of forest patches; RS: species richness; RSm: average species richness).*

Classe de RS	N	RSm	RSF (%)			RSNF (%)		
			Min.	Max.	Moyenne	Min.	Max.	Moyenne
0-48	10	41,7	68,8	96,4	85,6	3,6	31,2	14,4
49-98	29	72,8	51,5	88,3	73,3	11,7	48,5	26,7
99-148	22	112,6	57,8	81,1	69,6	18,9	42,2	30,4
149 et plus	10	193,2	53,6	75,8	64,6	24,2	46,4	35,4

Le tableau 3 présente le nombre des espèces par classe de fréquence d'occurrence, celle-ci étant le nombre d'îlots dans laquelle une espèce a été répertoriée. Seulement 48 espèces, soit 7 % du total, sont présentes dans au moins 36 îlots. À l'inverse, 384 espèces, soit 57 % du total, sont présentes dans au plus 5 îlots, 124 n'ayant été observées que dans un seul îlot. Bien que la flore des îlots soit composée d'espèces « ordinaires », il y a très peu d'espèces fréquentes et beaucoup d'espèces occasionnelles.

Les 8 espèces présentes pratiquement dans tous les bois sont *Crataegus monogyna* Jacq., *Hedera helix* L. et *Rubus fruticosus* L. (classe 1, présence dans tous les îlots), *Ligustrum vulgare* L., *Galium aparine* L., *Viola odorata* L., *Prunus spinosa* L. et *Rosa canina* L. (classe 2, présence dans plus de 94 % des îlots).

Nous avons classé les îlots en catégories de richesse floristique, définies en considérant l'importance relative des espèces dans les classes 1 et 2, 3 et 4, 5 et 6 à 8 (tab. 4). Des îlots les plus pauvres aux îlots les plus riches, l'accroissement du nombre des espèces concerne principalement les espèces à faible et très faible occurrence : elles représentent plus de 55 % de la richesse spécifique moyenne des îlots très riches. Dans les 4 îlots les plus riches, ces espèces représentent entre 60 et 70 % de leur richesse spécifique



**Tab. 3** Répartition des 671 espèces végétales inventoriées en fonction de leurs fréquences d'occurrence dans les îlots boisés.

*Distribution of the 671 species according to their frequency in the forest patches.*

Classes de fréquence d'occurrence		Fréquence d'occurrence	Nombre d'espèces	Pourcentage
constante	1	71	3	0,4 %
élevée	2	66-70	5	0,7 %
assez élevée	3	51-65	19	2,8 %
	4	36-50	21	3,1 %
assez faible	5	21-35	54	8,0 %
faible	6	6-20	185	27,6 %
très faible	7	2-5	260	38,5 %
	8	1	124	18,5 %

(tab. 5). Cependant, aucun îlot ne possède à lui seul plus du tiers du total des espèces à occurrence faible ou très faible, et aucun ne possède la totalité des espèces à occurrence assez faible (maximum observé : 43). Au total, la biodiversité des îlots est remarquablement diverse, tant en nombre d'espèces qu'en composition floristique.

**Tab. 4** Nombres moyens d'espèces (et pourcentages) par classes de fréquence d'occurrence, selon la catégorie de richesse spécifique des îlots boisés du Gâtinais occidental (N : nombre d'îlots ; RSm : richesse spécifique moyenne).

*Average number of species (and percentages) according to their frequency class and to the class of species richness of the forest patches (N: number of patches; RSm: average species richness).*

Classes de fréquence d'occurrence	Catégories de richesse spécifique				
	très pauvre N = 5	pauvre N = 7	moyenne N = 20	riche N = 23	très riche N = 16
1+2	7,2 21,1%	7,9 15,5%	7,9 11,0%	7,8 7,8%	8 4,8%
3+4	14,0 40,8%	25,7 50,6%	27,3 37,8%	28,6 28,6%	33,9 20,6%
5	5,6 16,4%	9,9 19,5%	16,0 22,2%	24,3 24,2%	31,6 19,2%
6+7+8	7,4 21,7%	7,3 14,4%	20,9 29,0%	39,5 39,4%	91,4 55,4%
RSm	34,2	50,8	72,1	100,2	164,9

**Tab. 5** Nombres d'espèces par classes de fréquence d'occurrence dans les 4 îlots à richesses spécifiques (RS) les plus élevées.  
*Species number according to frequency classes in the 4 richest forest patches (RS: species richness).*

Classes de fréquence d'occurrence	Ilot A	Ilot B	Ilot C	Ilot D	Nombre total dans l'ensemble des 71 îlots
1+2	8	8	8	8	8
3+4	37	40	40	38	40
5	42	38	43	41	54
6+7+8	137	149	154	183	569
RS	224	235	245	270	671

## 4 La théorie de la biogéographie insulaire se vérifie... en partie

### 4.1 La question du « continent-source »

La théorie de la biogéographie insulaire stipule que les espèces peuplant une île proviennent d'un continent-source générant des flux migratoires. Dans le cas des « îles continentales » à caractère forestier que sont les bois du Gâtinais occidental, la transposition de la théorie invite à s'interroger sur le rôle possible des grands massifs forestiers voisins, Fontainebleau et Orléans, comme sources d'espèces. L'un et l'autre étant écologiquement très complexes, nous avons établi pour chacun la liste des espèces qu'ils hébergent dans des contextes écologiques autant que possible homologues de ceux des îlots (milieu calcaire ou neutre et conditions peu humides), soit 709 espèces pour le massif de Fontainebleau et 593 pour l'ensemble de la forêt d'Orléans. Il faut d'emblée souligner que, collectivement, les îlots boisés du Gâtinais hébergent une flore plus riche que les milieux équivalents de la forêt d'Orléans et à peine plus pauvre que celle des milieux comparables du massif de Fontainebleau.

Les deux « continents forestiers » recèlent ensemble près de 70 % des espèces présentes dans les îlots : près du tiers de la flore de ceux-ci est donc original. Considéré séparément, le massif de Fontainebleau ne recèle que 57,2 % des espèces inventoriées dans les îlots ; la forêt d'Orléans encore moins (52,5 %). Au total, 270 espèces sont communes entre les trois ensembles, soit 40,5 % de la flore des îlots, 38,1 % et 45,5 % respectivement de la flore des milieux équivalents des forêts de Fontainebleau et d'Orléans ; ce sont des espèces à large valence écologique (dont près de 20 % d'espèces ligneuses). À peu près 60 % espèces communes aux îlots et au massif de Fontainebleau sont forestières ; la proportion est la même pour les espèces communes aux îlots et à la forêt d'Orléans. À l'inverse,

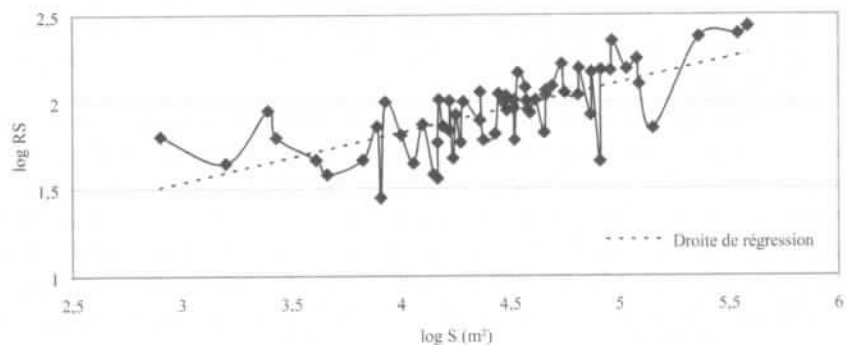
près de 70 % des espèces qui existent dans les îlots mais ne se trouvent pas dans le massif de Fontainebleau ne sont pas forestières ; la proportion est d'un peu moins de 65 % pour les espèces des îlots qui n'existent pas en forêt d'Orléans.

Il est clair qu'une partie importante de la flore des îlots boisés du Gâtinais ne peut provenir des grands ensembles forestiers voisins. Il n'est cependant pas impossible qu'ils soient à l'origine de flux de certaines espèces en direction des îlots. Cependant, la présence d'espèces à la fois dans un massif et dans des îlots ne suffit pas à prouver l'existence de flux migratoires du premier vers les seconds. En outre, certaines de nos observations n'appuient pas cette idée sans doute trop simple. En effet, chez les deux sources supposées, une proportion de l'ordre de 55 à 60 % d'espèces ne se trouvent pas dans les îlots, en dépit d'un contexte écologique *a priori* favorable.

#### 4.2 L'effet « surface » et l'effet « distance à la source »

Une relation nette entre surface et richesse spécifique existe dans l'échantillon d'îlots étudiés (fig. 1). Néanmoins, il y a une dispersion certaine autour de la droite de régression ( $\log RS = 0,3 \log S + 0,7$  ;  $r = 0,80$ ). Près de 30 % des îlots boisés ont une richesse plus faible que la richesse attendue en fonction de leur superficie ; quelques-uns ont même un nombre d'espèces très faible. En revanche, d'autres îlots présentent une richesse spécifique nettement supérieure à la richesse calculée à l'aide de la droite de régression. La prédiction de la théorie de la biogéographie insulaire, selon laquelle la richesse spécifique d'un îlot boisé devrait être d'autant plus élevée que sa surface est plus grande, est donc globalement vérifiée, mais la forte dispersion des données suggère que d'autres facteurs interviennent dans le déterminisme de la richesse spécifique des îlots. Si l'on considère uniquement les espèces forestières, leur nombre RSF tend également à augmenter avec la surface ( $\log RSF = 0,2 \log S + 1,7$ ), mais il augmente moins vite avec la surface que le nombre total d'espèces. Ce résultat est à première vue paradoxal, car on pourrait penser que des îlots petits ont une flore davantage influencée par les effets de lisière, or la proportion d'espèces non forestières tend à augmenter avec la surface. On doit donc s'interroger sur les liens entre la superficie et l'existence de processus favorisant la présence d'espèces non forestières.

La théorie de la biogéographie insulaire invite à émettre l'hypothèse que plus un îlot est éloigné d'un autre bois pouvant jouer le rôle de bois-source, plus sa richesse spécifique est faible. On peut aussi faire l'hypothèse que la proportion des espèces disséminées par des oiseaux ou d'autres animaux devrait être plus importante dans des bois isolés que dans des bois inclus dans des archipels, tandis que la différence devrait être moindre, voire nulle, pour les espèces anémochores. Effectivement, la flore des bois isolés comporte 43,2 % d'espèces zoochores (dont 8,8 % d'ornithochores) et 16,2 % d'anémochores, contre 22,3 % (dont 3,5 % d'ornithochores) et 13,1 % respectivement dans les îlots d'archipels. Pour de nombreuses



**Fig 2** Relation entre la richesse spécifique (RS) des îlots boisés et leur surface (S)  
*Species richness (RS) – Area (S) relationship*

espèces, les moyens de dissémination ne sont pas définis avec précision, et il est possible que chacune en combine plusieurs ; nous les avons appelées « multichores ». Dans les îlots d'archipels, ces espèces sont en proportion nettement plus élevée que dans les bois isolés (58,0 % contre 35,6 %).

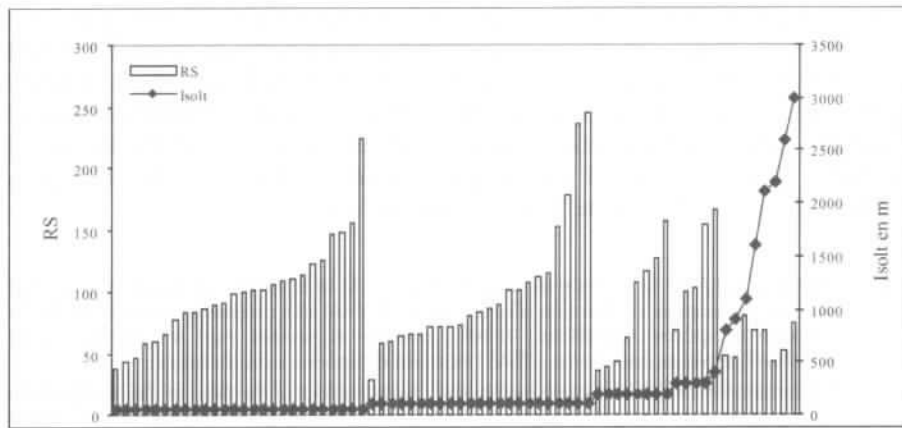
Le tableau 6 et la figure 2 montrent qu'à l'intérieur des archipels la richesse moyenne d'un îlot est en réalité indépendante de son degré d'isolement. On pourrait donc penser que la dissémination des espèces, quels qu'en soient les vecteurs, est favorisée par la proximité des îlots : Grashof-Bokdam (1997), par exemple, a montré que la richesse d'un îlot boisé augmente avec la proximité d'autres bois. L'on devrait en conséquence s'attendre à une uniformisation des communautés végétales. Cependant la richesse spécifique des îlots ayant un même degré d'isolement est très variable, constat qui ne vient pas à l'appui de l'hypothèse d'une tendance à l'uniformisation de la flore des îlots d'un même archipel.

Hormis le Bois Bouchereau, les 8 bois les plus isolés ( $I > 500$  m) sont globalement moins riches que les bois appartenant à des archipels : leur

**Tab. 6** Isolement ( $I$ , distance au bois-source le plus proche) et richesse spécifique moyenne (RSm) des îlots boisés ( $S_m$  : surface moyenne des îlots).

*Isolation ( $I$ , distance to the closest woodlot and average species richness (RSm) of the forest patches ( $S_m$ : average area of patches)*

	îlots en archipels			îlots isolés
	$I \leq 50$ m	$50 < I \leq 100$ m	$100 < I \leq 500$ m	$500$ m < $I$
RSm	99,5	100,7	98,2	64,7
écart-type	40,2	54,3	45,3	14,4
$S_m$	3,7	6,3	3,3	1,2



**Fig 3 Isolement (Isolt) et richesse spécifique (RS) par classes d'isolement**  
*Isolation (Isolt) and species richness (RS) according to the isolation classes*

richesse moyenne est en effet de 64,7 alors que celle des bois en archipel, pris tous ensemble, est de l'ordre de 100 ; en outre, la dispersion des valeurs de la richesse est moins importante. L'isolement semble donc avoir une influence sur la richesse spécifique, mais il faut nuancer cette conclusion. En effet, il se trouve que ces huit bois sont en moyenne de plus petite surface (1,2 ha) que ceux qui sont inclus dans des archipels. En outre, des contre-exemples ne manquent pas : ainsi, deux bois de 0,8 ha, l'un isolé de 2 200 m du plus proche voisin, l'autre de 50 m seulement, ont respectivement 47 et 46 espèces ; un bois de 3,7 ha, isolé de 1 100 m et un bois de 3,9 ha isolé de 50 m ont respectivement 80 et 86 espèces.

Ces diverses observations suggèrent que l'effet de surface et l'effet de l'isolement qui, selon le modèle de la biogéographie insulaire, peuvent soit jouer dans le même sens, soit au contraire se compenser, doivent interférer avec d'autres phénomènes.

## 5 Influence de l'organisation du paysage : « effet matrice » et « effet archipel »

### 5.1 L'« effet matrice »

Le rôle d'une matrice agricole dans le déterminisme de la richesse spécifique d'îlots boisés est complexe (Burel & Baudry, 1999). Elle peut en effet freiner la circulation des espèces, comme elle peut aussi la faciliter. Il n'est pas impossible qu'elle soit elle-même source d'espèces qui se retrouveraient dans les lisières, voire à l'intérieur des bois. Nous faisons donc l'hypothèse que la richesse en espèces d'un archipel pourrait être d'autant plus élevée que la matrice est plus hétérogène. À partir de photographies aériennes (1/5 000), nous avons recensé et cartographié les différents types d'occupation du sol,

dans les espaces occupés par les archipels : cultures, jachères, routes goudronnées, chemins, zones urbanisées, bois, friches... Une grille de maille 50 m<sup>2</sup> est posée sur chaque archipel, lequel occupe un nombre SM de mailles, et la fréquence de chaque occupation du sol est établie. Un indice d'hétérogénéité de l'archipel (IHA) intègre ces données pour exprimer la complexité de la matrice ; plus sa valeur est élevée, plus l'hétérogénéité est forte (Linglart, 2000). Le tableau 7 présente les résultats obtenus.

**Tab. 7** Hétérogénéité de la matrice et caractéristiques de la flore des archipels, classés par valeurs croissantes de l'indice d'hétérogénéité (IHA) (RS : richesse spécifique ; RSF : nombre d'espèces forestières ; RSNF : nombre d'espèces non forestières ; RSZ : nombre d'espèces zoochores ; RSM : nombre d'espèces « multichores »).

*Heterogeneity of the landscape matrix and characteristics of the flora of the archipelagos arranged by increasing heterogeneity index (IHA) (RS: species richness; RSF: number of forest species; RSNF: number of not forest species; RSZ: number of species disseminated by animals; RSM: number of species disseminated by several factors).*

Numéros des archipels	IHA	RS	RSF	RSNF	RSZ	RSM
24	4,3	174	112	62	76	82
30	7,6	203	122	81	74	109
13	8,2	180	120	60	75	92
47	9,0	324	184	140	106	186
4	9,2	328	176	152	106	188
15	9,7	352	211	141	116	190
39	10,5	341	199	142	119	189
5	16,4	347	181	166	113	205

La richesse spécifique totale, les richesses en espèces forestières et non forestières, en espèces zoochores et en espèces « multichores » sont corrélées positivement avec l'hétérogénéité de la matrice ( $r = 0,69$ ,  $r = 0,59$ ,  $r = 0,75$ ,  $r = 0,66$ ,  $r = 0,74$  respectivement). Toutefois, la corrélation n'est significative ( $p = 0,05$ ) que dans le cas des espèces non forestières et dans celui des espèces « multichores ». Ce résultat est cohérent avec notre hypothèse : la matrice apparaît comme une source d'espèces non forestières, notamment à modes variés de dissémination, qui s'installent dans les îlots ; plus la matrice est hétérogène, plus ces espèces sont nombreuses.

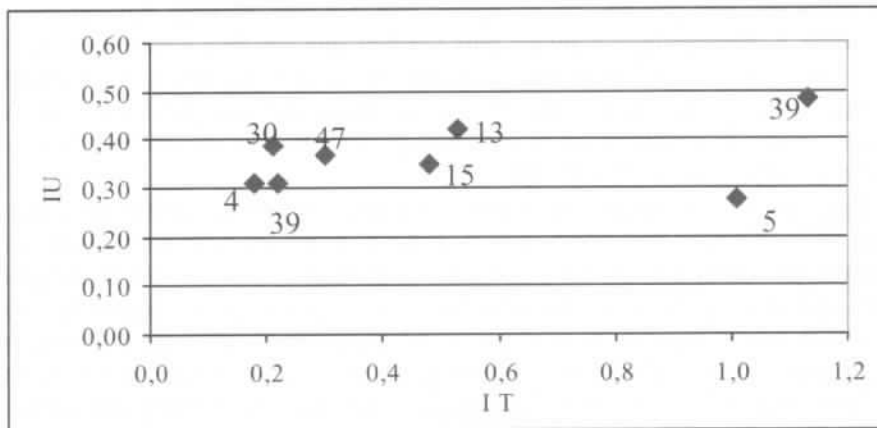
## 5.2 L'« effet archipel »

Les remarques faites plus haut à propos de l'hypothèse d'une tendance à l'uniformisation de la flore des îlots d'un même archipel, que semble contredire la variabilité de la richesse spécifique d'îlots à même degré d'isolement, appellent une approche plus fine de ce problème. Si l'on admet que la présence d'une espèce dans un îlot est d'autant plus probable qu'un système écologique où

elle existe est plus proche, on en déduit que des îlots groupés doivent avoir des flores à compositions d'autant plus voisines que ces îlots sont moins éloignés. Sous réserve de l'incidence de l'effet de surface, les îlots d'un archipel devraient donc avoir chacun une richesse spécifique d'autant plus voisine de la richesse totale de l'archipel qu'ils sont plus proches les uns des autres : c'est ce que nous appelons « l'effet archipel ».

Pour tester cette hypothèse, nous avons défini un indice global de proximité (IT), d'autant plus élevé que la distance entre les bois constituant un archipel, pris deux à deux, est plus faible, et un indice d'uniformité floristique (IU), qui correspond à la moyenne des valeurs prises, pour chaque îlot de l'archipel, par le rapport de sa richesse spécifique au nombre total d'espèces inventoriées dans l'archipel dont il fait partie. La figure 4 montre une relation positive entre IU et IT pour 7 archipels, l'archipel 5 se démarquant totalement. Pour les 8 archipels, le coefficient de corrélation a une valeur de  $r = 0,33$  seulement (non significative,  $p = 0,05$ ), alors qu'elle est de  $r = 0,85$  (significative,  $p = 0,01$ ) si on exclue l'archipel 5. Hormis ce cas, les données obtenues sont compatibles avec l'existence d'un « effet archipel » : plus les îlots d'un archipel sont proches, plus la dissémination des espèces serait facilitée dans toutes les directions, plus la richesse spécifique des îlots tendrait à s'uniformiser. Il faut toutefois noter que l'indice d'uniformité, dans l'échantillon d'archipels étudiés, ne dépasse pas une valeur de 0,49, somme toute assez faible. L'on doit donc se poser la question de l'intensité des flux de propagules, qui ne sont vraisemblablement pas suffisants pour compenser l'effets des facteurs qui contribuent à la diversification de la flore des îlots. De ce point de vue, le cas de l'archipel 5 est particulièrement instructif. Comparée aux valeurs de IT mesurées dans 6 des autres archipels, celle de cet archipel est particulièrement élevée (fig. 3). Il s'agit d'un ensemble de 34 bois (dont 15 ont été étudiés), installés sur des sols squelettiques, issus de la dégradation de surface des calcaire du Gâtinais, sans apport de limons de plateau. La richesse floristique, avec 347 espèces, vient au deuxième rang des richesses mesurées dans les 8 archipels (minimum : 174 ; maximum 352). L'indice d'uniformité floristique est en revanche le plus faible (0,27). D'une surface moyenne de 3,2 ha, les bois forment des rectangles très allongés, séparés par des parcelles elles-mêmes souvent étroites, cultivées ou en jachères. Les effets de lisière doivent donc être très importants. Or la matrice de l'archipel 5 présente l'indice d'hétérogénéité le plus élevé de tous les cas étudiés (tab. 7) ; parallèlement, le nombre des espèces non forestières présentes dans les îlots est le plus élevé. On peut alors avancer l'interprétation suivante : l'hétérogénéité élevée de la matrice se traduit par l'existence d'une flore non forestière abondante mais non uniformément répartie, dont certains éléments enrichissent ponctuellement les îlots boisés les plus proches ; d'où une diversification de leur flore, qui ne semble pas devoir être compensée par un brassage inter-îlots, bien que ceux-ci soient plus proches entre eux que ne le sont les îlots des autres archipels étudiés.





**Fig 4** Relation entre l'indice d'uniformité floristique des archipels (IU) et l'indice global de proximité (IT)  
*Relationship between the index of floristic uniformity (IU) of archipelagos and their global index of closeness (IT)*

## 6 L'influence de l'ancienneté de l'état boisé

La convergence de la biogéographie insulaire et de la biologie de la conservation, nourrie en particulier par l'histoire récente de la fragmentation des forêts nord- et sud-américaines a favorisé un regard voyant dans les entités boisées des plaines d'openfield les reliquats d'anciennes couvertures forestières. Cette représentation avait fortement influencé la conception du programme initial sur les îlots boisés du Gâtinais (Blandin, 1992, 1996b). Mais évaluer l'ancienneté de ces entités est particulièrement difficile. Les archives sont rares ; dans le cas du plus grand bois étudié, le Bois Bouchereau, près de l'agglomération de Puisseaux, il a été possible d'attester son existence au *XVI<sup>e</sup>* siècle, mais au delà les informations manquent (Teissier-Esminger, 1995). Les arguments d'ordre géomorphologique, pédologique, botanique, n'ont permis ni d'infirmer, ni de confirmer l'hypothèse d'une continuité de l'état boisé depuis des temps plus anciens. Des arguments ont alors été recherchés à une autre échelle d'analyse, celle de l'organisation spatiale des terroirs ; les îlots étant généralement situés à la périphérie de terroirs circulaires, ils pourraient effectivement être relictuels et n'avoir jamais été défrichés (Girard & Baize, 1996) ; cependant, à l'analyse, ces nouveaux arguments se sont révélés ne pas pouvoir permettre de conclure de façon plus assurée que les autres (Blandin, 1996b).

Ceci nous a conduit à modifier notre problématique, en mettant l'accent sur la comparaison entre des îlots ayant une ancienneté minimale avérée et des îlots « néoformés », dont nous avons constaté l'existence dans notre échantillon. En effet, sur les 71 îlots étudiés, 34 existaient avant 1880 (données des cadastres ; seulement 4 bois ont une existence attestée antérieure au *XIX<sup>e</sup>* siècle,

mais la documentation est très lacunaire), 23 se sont formés entre 1880 (ou 1870) et 1902 (données des cadastres), 13 se sont formés entre 1902 et 1948 et un depuis 1948 (données des photographies aériennes).

De la théorie de la biogéographie insulaire découle l'idée que, lors d'un processus de fragmentation, la richesse spécifique des fragments décroît au fur et à mesure que leur surfaces se réduisent et que leur isolement augmente, ces deux processus augmentant la probabilité que des espèces s'éteignent. À l'inverse, dans le cas d'îlots boisés néoformés, on peut penser que leur richesse spécifique, notamment en espèces forestières, augmente avec le temps, pour atteindre un palier défini par les paramètres fondamentaux de la théorie (surface et degré d'isolement). Nous formulons donc l'hypothèse que plus un îlot boisé est de formation récente, moins sa richesse spécifique est élevée et moins son nombre d'espèces forestières est élevé.

Dans notre échantillon, les plus grands bois étant pour la plupart les plus anciens, nous avons évalué l'influence de l'ancienneté relative des îlots sur leur richesse spécifique totale, leur richesse en espèces forestières et leur richesse en espèces non forestières, par classes de surface (< 1 ha, [1-]3 ha, [3-]5 ha, ≥ 5 ha). Les données ne révèlent aucun lien significatif entre ces descripteurs de la biodiversité et l'ancienneté, et conduisent à rejeter notre hypothèse. Ce résultat va dans le sens de ceux de Thomas (1994), qui considère que l'extinction n'est pas stochastique, mais est déterminée par l'évolution du contexte écologique des îlots, qui peut devenir défavorable pour certaines espèces. Notre échantillon offre d'ailleurs des contre-exemples remarquables. Dans le même archipel (n° 47, à indice de proximité relativement faible, cf. fig. 3), un bois de 12 ha, qui était déjà classé comme bois en 1870, est riche de 177 espèces, tandis qu'un bois de 5,4 ha seulement, qui s'est développé à l'emplacement de vignes qui existaient encore en 1902, et qui était moins grand qu'aujourd'hui en 1948, est riche de 166 espèces : en quelques décennies, un bois néoformé a acquis une richesse spécifique du même ordre qu'un bois sans doute beaucoup plus ancien et plus de deux fois plus grand ; toutefois le bois le plus ancien possède davantage d'espèces forestières (121 contre 106), les richesses en espèces non forestières étant voisines (56 dans le bois le plus ancien, 60 dans le bois le plus récent).

Ces observations suggèrent que la colonisation d'îlots formés à partir de parcelles cultivées (souvent en vignes ou en vergers) est relativement rapide, ce qui laisse supposer que les flux de dissémination des espèces ont été importants. Cette conclusion est en contradiction avec celle que nous déduisons de l'étude de l'effet archipel.

## **7 L'influence des « facteurs anthropiques » récents et actuels**

### **7.1 L'influence du parcellaire**

L'étude du parcellaire des îlots n'a pu être exhaustive, le remembrement alors en cours de certaines communes ayant rendu indisponibles les infor-

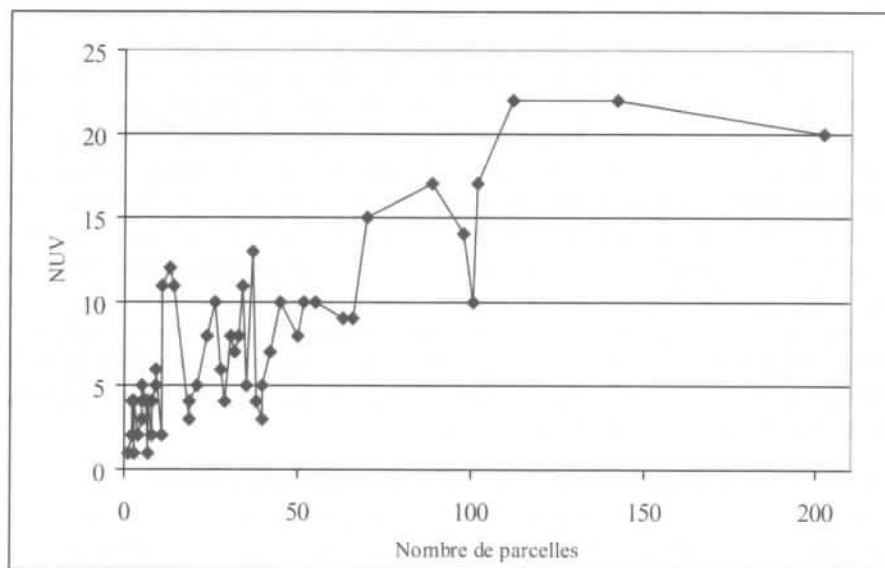
mations cadastrales. Les données recueillies portent sur 59 bois. Les îlots boisés ont, dans leur ensemble, un parcellaire extrêmement morcelé : la surface moyenne des parcelles est de 0,2 ha. Nombre de bois ont des parcelles mesurant moins de 250 m<sup>2</sup>, alors que deux seulement ont des parcelles de plus de 5 000 m<sup>2</sup>. Quelle que soit leur taille, les bois sont de ce fait toujours constitués d'un assemblage de nombreuses parcelles petites, appartenant à différents propriétaires, aux pratiques variées. Lors du projet initial centré sur le Bois Bouchereau, il était clairement apparu que la diversité des pratiques des ayant-droit (de l'exploitation régulière à l'abandon total) et les décalages temporels de leurs activités génèrent une diversité écologique qui contribue à expliquer la richesse spécifique élevée de ce grand îlot (La Gorce, 1994 ; Blandin & Arnould, 1996).

Dans un premier temps, notre échantillon permet de tester l'hypothèse selon laquelle plus un îlot comporte de parcelles, plus sa diversité structurale (mesurée par le nombre d'unités de végétation différentes, distinguées par photo-interprétation) est élevée. Effectivement, la corrélation entre le nombre de parcelles et le nombre d'unités de végétation est positif et significatif ( $r = 0,83$ ,  $p = 0,01$ ). Mais, en réalité, les deux variables ne sont pas indépendantes, car l'une et l'autre dépendent de la surface des îlots : plus les îlots sont grands, plus ils peuvent contenir de parcelles pouvant avoir des structures de végétation différentes. Néanmoins, la figure 5 montre que le nombre d'unités de végétation ne dépasse pas une valeur maximale, qui reste légèrement inférieure au nombre total (24) de types d'unités de végétation distinguées.

En raison de la dépendance du nombre de parcelles et de la diversité structurale vis-à-vis de la surface des îlots, l'étude de l'influence du nombre de parcelles sur la richesse spécifique doit être effectuée séparément pour chaque classe de surface. Pour les îlots de moins de 1 ha et pour ceux d'une superficie inférieure à 3 ha il n'y a pas de relation significative. En revanche, il existe une corrélation positive et significative entre richesse spécifique et nombre de parcelles tant pour les bois de 3 à 5 ha que pour ceux de plus de 5 ha.

Afin d'éliminer l'effet de la surface, nous avons caractérisé chaque îlot par un taux de morcellement, TM, exprimé en nombre moyen de parcelles par ha, et par un indice d'hétérogénéité d'habitat, IHB, qui est une fonction (indépendante de la surface) de la présence de chaque strate de végétation dans chacune des unités de végétation existant dans l'îlot (Linglart, 2000). L'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité serait d'autant plus élevée que le morcellement est plus important n'est pas validée : il n'y a pas de corrélation significative entre IHB et TM. En fait, trois catégories d'îlots doivent être distinguées (tab. 8).

La catégorie I comprend des îlots très petits, très morcelés, mais à faible hétérogénéité ; ce sont les plus pauvres en espèces. La catégorie II réunit des îlots de superficie moyenne, comparativement peu morcelés et à hétérogénéité



**Fig 5** Relation entre le nombre d'unités de végétation (NUV) distinguées dans chaque îlot boisé et le nombre de ses parcelles cadastrales

*Relationship between the numbers of vegetation units (NUV) included in each forest patch and the number of its cadastral plots*

**Tab. 8** Richesse spécifique moyenne (RSm) de trois catégories d'îlots boisés (I, II, III) en fonction de leur surface moyenne (Sm), de la surface moyenne de leurs parcelles (spm), de leur taux moyen de morcellement (TMm) et de leur indice d'hétérogénéité d'habitat moyen (IHBm). N : nombre d'îlots par catégorie.

*Average species number (RSm) of three different classes of patches (I, II, III) according to their average area (Sm), to the average area of their cadastral plots (spm), to their average level of dividing up (TMm) and to their average index of habitat heterogeneity (IHBm). N: number of patches.*

	Catégorie I	Catégorie II	Catégorie III
N	10	19	30
Sm (ha)	1,1	3,6	7,2
Spm (ha)	0,05	0,31	0,11
TMm	23,1	3,6	10,4
IHBm	39,5	58,4	98,7
RSm	78,6	95,3	114,4

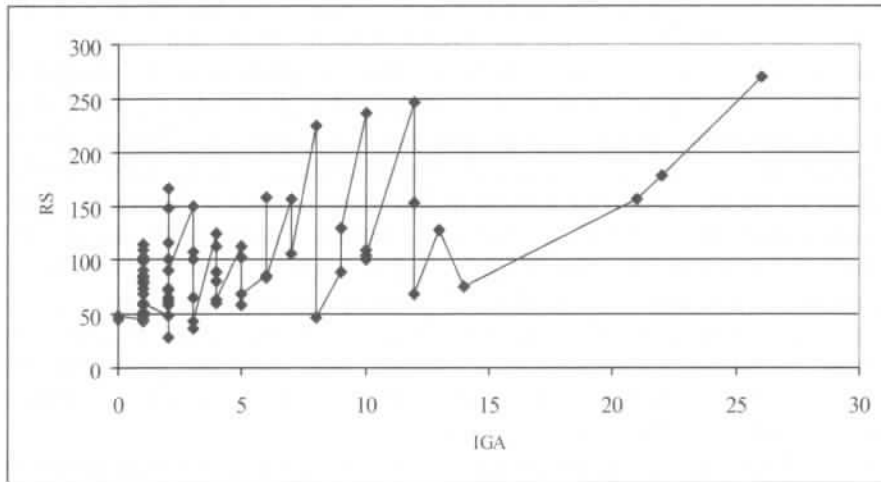
moyenne ; leur richesse spécifique est plus grande. La catégorie III est constituée d'îlots en moyenne nettement plus grands, davantage morcelés et nettement plus hétérogènes ; leur richesse spécifique est nettement plus élevée que celle des îlots de la catégorie II.

Ces résultats montrent que les relations entre surface, morcellement, hétérogénéité structurale et richesse spécifique sont complexes. Il n'y a pas de lien simple entre la surface d'un îlot et la surface moyenne des parcelles qui le composent, même si les très petits bois ont des parcelles nettement plus petites que les autres. Vraisemblablement, ces très petits bois, partagés entre des propriétaires n'ayant que de très petites parcelles, n'ont pas d'intérêt en termes d'exploitation forestière : ils sont laissés à l'abandon ; il en résulte vraisemblablement une uniformisation structurale, qui doit renforcer l'effet limitatif de la petite surface sur la richesse spécifique. Dans les îlots plus grands, les parcelles restent assez petites, de sorte que leur nombre est nettement corrélé à la surface des îlots. Parallèlement, l'hétérogénéité structurale est plus élevée, ce qui laisse supposer une plus grande diversité spatio-temporelle des activités d'exploitation et, plus globalement, des pratiques des usagers des îlots.

### **7.2 Activités humaines et biodiversité : une approche globale**

L'influence humaine sur les îlots boisés peut s'exprimer de manière extrêmement variée. Outre les activités d'exploitation forestière, dont témoignent des coupes plus ou moins récentes, il y existe toute une gamme d'activités « non forestières » : la chasse, l'apiculture, des activités « résidentielles » (installation d'habitations plus ou moins provisoires, jardinage de parcelles...), dépôt de déchets de diverse nature. Toutes ces activités sont repérables par des « signes » (traces, objets, installations diverses...), alors que la simple promenade l'est moins facilement. Nous avons considéré qu'elle est d'autant plus probable que des agglomérations sont plus proches et que l'accessibilité d'un îlot est facilitée tant par la présence de voies de circulation y conduisant que par celle de chemins intérieurs permettant de le parcourir. À partir de ces observations, nous avons établi une typologie des « facteurs anthropiques » susceptibles d'influer, directement ou indirectement, sur la richesse spécifique des îlots. Chaque facteur a été codifié en présence/absence et en intensité, des classes d'intensité ayant été définies et exprimées par des nombres, correspondant soit au dénombrement d'entités effectives (nombre de sentiers, nombre de ruches...), soit à une évaluation empirique (par exemple : 1, 2, 3 pour faible, moyen, fort). Un indice global d'anthropisation, IGA, est fourni par la somme des intensités des facteurs concernant effectivement un îlot donné (Linglart, 2000). La figure 6 illustre la relation entre la richesse spécifique globale des îlots et l'indice global d'anthropisation. En dépit de la forte dispersion des points, il apparaît une tendance à l'accroissement de la richesse spécifique lorsque IGA augmente ; cependant, la relation n'est positive et significative que pour les bois de surface égale ou supérieure à 5 ha (tab. 9).

Les îlots boisés de surface inférieure à 5 ha ont un IGA moyen de 3,3, les îlots de surface égale ou supérieure à 5 ha un IGA moyen de 9,7 : les premiers sont nettement moins marqués par les interventions humaines que les bois plus grands. Ceux-ci offrent néanmoins une très large gamme de



**Fig 6** Relation entre la richesse spécifique (RS) et l'indice global d'anthropisation (IGA) des îlots boisés  
*Relationship between the species richness (RS) and the global index of human influence (IGA) of the forest patches*

**Tab. 9** Corrélation ( $r$ ) entre l'indice global d'anthropisation et la richesse spécifique des îlots boisés par classe de surface. N: nombre d'îlots.  
*Correlation ( $r$ ) between the global index of human influence and the species richness of the forest patches according to their area. N: number of patches.*

	[0,5-3[ ha	[3-5[ ha	$\geq 5$ ha
N	36	17	18
r	0,01	0,11	0,55

situations, puisque leur IGA varie de 2 à 26. Davantage que les îlots de moindre importance, les îlots de grande surface rendent donc possibles une plus grande diversité et une plus grande intensité des activités humaines, qui contribuent à accroître la richesse spécifique. Ces relations ne sont cependant pas obligatoires, et des îlots à valeurs moyennes de l'indice IGA (entre 5 et 15) peuvent avoir des richesses spécifiques supérieures à celles d'îlots plus fortement anthropisés ; il existe même des îlots dont l'indice global d'anthropisation est inférieur à 5 et qui ont néanmoins des richesses spécifiques de l'ordre de 150 (fig. 5).

## Discussion

La biodiversité végétale des îlots boisés du Gâtinais occidental donne matière à réflexion sur ce que l'on peut entendre par « biodiversité ordi-

naire ». Ces îlots n'hébergent que très peu d'espèces patrimoniales, à la différence du prestigieux massif de Fontainebleau. Mais leur richesse est remarquablement élevée : 671 espèces de Phanérogames et de Cryptogames vasculaires y ont été inventoriées dans un peu plus de 300 ha au total, alors que l'on dénombre pour ces deux groupes 1 350 espèces à Fontainebleau (Association des Amis de la Forêt de Fontainebleau, comm. pers., 1998 ; Vallauri et Poncet, 2003) et seulement 730 dans la forêt d'Orléans (F. Oliveureau, comm. pers., 1999). Si quelques « grands » îlots (de l'ordre de 20-40 ha) peuvent posséder chacun plus de 230 espèces, c'est la diversité de composition floristique, d'un îlot à l'autre, qui permet l'existence d'une haute biodiversité collective ; paradoxalement, en effet, plus de 50 % des espèces, pourtant « ordinaires », n'existent que dans un petit nombre d'îlots. C'est donc dans la diversité des îlots qu'il faut rechercher l'explication de la diversité floristique.

Considérant les facteurs « classiques » de la théorie de la biogéographie insulaire, nos résultats montrent, en première analyse, que la surface est le facteur prédominant dans le déterminisme de la richesse spécifique. On retrouve là les observations d'autres auteurs comme, par exemple, Zacharias & Brandes (1990) en Allemagne, Grashof-Bokdam (1997) au Pays-Bas, ou Honnay *et al.* (1999) en Belgique. Ces derniers considèrent cependant que, vis-à-vis du déterminisme de la richesse spécifique, la surface est « redondante » avec la diversité d'habitat et avec l'âge des îlots. Les relations entre la surface et l'âge sont complexes, et il faut prendre en compte les facteurs susceptibles de freiner la dissémination des espèces (Jaquemyn *et al.*, 2001). Grâce à la distinction que nous avons pu faire entre des îlots de formation récente (après 1880) et des îlots plus anciens (existence attestée en 1870 ou 1880), nous avons montré qu'il n'y a pas de lien direct entre ancienneté et biodiversité végétale, l'enrichissement en espèces pouvant avoir été rapide. En revanche, nos résultats confirment l'importance de la diversité écologique des îlots dans le déterminisme de la biodiversité. Cette diversité n'est que faiblement induite par des facteurs écologiques naturels, notre échantillon ayant été constitué de façon à en réduire l'influence, le Gâtinais occidental étant de toute façon peu varié en termes de conditions géo-pédologiques et climatiques. La diversité écologique des îlots est avant tout une diversité structurale résultant des activités humaines. Celles-ci peuvent produire une diversification d'autant plus importante que les îlots sont plus grands. En effet, dans le Gâtinais occidental, plus un îlot est grand, plus il est partagé en un grand nombre de parcelles appartenant à un plus grand nombre de propriétaires. Ceux-ci, par la diversité de leurs pratiques, génèrent une hétérogénéité favorable à la biodiversité. Même si les pratiques sylvicoles régressent, ce sont encore dans les grands bois que l'on peut observer l'existence de plusieurs coupes d'âges divers. En outre, les grands îlots sont plus fréquemment morcelés par des chemins et sentiers et occupés par des implantations diverses (ruchers, aménagements « résidentiels »...).



Il est d'autant moins possible de considérer la surface des îlots boisés comme un facteur « naturel » que la surface d'un bois ne résulte pas d'un déterminisme naturel, mais de l'histoire de l'organisation des terroirs avec tous les choix que cela implique en matière d'occupation des sols. Même si des facteurs topographiques et édaphiques ont pu influencer les décisions, il est clair que la surface actuelle d'un îlot boisé découle exclusivement de l'enchaînement des décisions humaines. Il en va de même pour sa configuration, liée au parcellaire et aux pratiques de gestion des lisières, qui jouent aussi un grand rôle vis-à-vis de la richesse spécifique (Hotyat *et al.*, 1997 ; Galochet *et al.*, 2002). Au-delà des facteurs écologiques classiques et des processus liés aux dynamiques des populations des espèces, ce qui conditionne la biodiversité des îlots boisés, ce sont d'une part des facteurs « hybrides », « anthropo-naturels », où se combinent de façon complexe les actes des hommes et les dynamiques des espèces, d'autre part des facteurs purement anthropiques, liés à la manipulation directe et volontaire de certaines espèces. Cette intrication des processus spontanés et des processus anthropiques se déploie au cours du temps selon des modalités propres à chaque lieu. Tout îlot décrit ainsi une trajectoire temporelle particulière : pour les 71 bois que nous avons étudiés, même en simplifiant fortement, nous avons dû distinguer 50 trajectoires. En tenter une typologie serait peu utile ; en revanche, il est possible de caractériser les principaux types de processus qui déterminent ces trajectoires et d'en définir les effets sur la biodiversité, en termes d'augmentation ou de diminution (Linglart, 2000).

Nos résultats, à la suite de ceux obtenus lors du projet initial sur les îlots boisés du Gâtinais (Blandin & Arnould, 1996), vont bien dans le sens attendu par l'appel d'offres « *Biodiversité et morcellement en zones de grande culture* » du Ministère de l'Environnement : les îlots boisés abritent une biodiversité importante, qui se révèle en outre assez originale, du moins dans le cas du Gâtinais occidental. La question se pose alors des trajectoires que pourraient suivre les îlots boisés dans l'avenir (Da Lage & Linglart, 2000). Il faut aujourd'hui la poser dans le contexte de l'Objectif 2010 adopté au sommet de Johannesburg, en 2002, repris en France dans la Stratégie nationale pour la biodiversité (Anonyme, 2004) : réduire significativement la perte de biodiversité d'ici 2010. Dans le contexte du développement durable, ceci oblige à prendre en compte la biodiversité ordinaire, associée en particulier aux agro-écosystèmes (Chevassus-au-Louis *et al.*, 2004).

Grashof-Bokdam (1997) avait mis en évidence l'importance de la connectivité vis-à-vis de la richesse spécifique d'îlots boisés aux Pays-Bas ; il avait évalué cette connectivité par la surface boisée existante à la périphérie d'un îlot jusqu'à 1 000 m au plus. De façon plus générale, Baudry *et al.* (2003) ont rappelé l'importance des fragments boisés vis-à-vis de la connectivité des habitats « naturels » dans les paysages agricoles et posé le problème de l'évolution de cette connectivité en fonction de celle des pratiques agricoles. Il est évident que maintenir la biodiversité de chaque îlot et la

biodiversité collective de l'ensemble des îlots d'un espace rural oblige à concevoir une gestion « multi-échelles ». Le devenir de chaque îlot est en jeu, le devenir de la « constellation d'îlots », avec son organisation dans l'espace, l'est tout autant. Ceci pose la question des acteurs susceptibles de concevoir et de mettre en œuvre le pilotage de la trajectoire de chaque îlot dans le cadre d'un plan d'ensemble. Question particulièrement difficile : elle soulève celle de l'évolution des fonctions des agriculteurs, dans un contexte de « tension tripolaire », les paysages ruraux n'étant plus seulement considérés comme un patrimoine économique, mais aussi comme un patrimoine naturel et culturel (Chiva, 1995 ; Blandin, 1996a). Mais cette question soulève aussi le problème de l'évolution sociologique des habitants de l'espace rural, avec l'installation de néoruraux et de rurbains ; elle soulève enfin le problème de la propriété des bois : les parcelles forestières sont réparties entre de très nombreux propriétaires qui ne sont pas des ruraux et dont beaucoup ne savent sans doute pas où sont leurs bois (Da Lage & Linglart, 2000).

Notre étude a révélé un paradoxe dans la dynamique de la biodiversité des îlots boisés du Gâtinais occidental. Des bois néoformés se sont rapidement et fortement enrichis en espèces au cours du xx<sup>e</sup> siècle, ce qui suppose d'actifs processus de dissémination ; mais aujourd'hui les flux inter-îlots au sein des archipels semblent faibles, sans quoi les flores des îlots seraient beaucoup plus homogènes. Ne faut-il pas alors s'interroger sur l'impact des changements à l'échelle du paysage rural ? Nous avançons l'hypothèse que les modifications des parcellaires enregistrées depuis 1948 (Girard & Baize, 1996) et les changements des pratiques culturelles ayant profondément modifié la matrice agricole, l'écocomplexe matrice-îlots serait passé d'une structure facilitant la dissémination des espèces à une structure réduisant la probabilité de dissémination. Les îlots seraient alors devenus des refuges autant pour des espèces non forestières que forestières, mais des refuges dans lesquels d'éventuels processus d'extinction seraient de moins en moins compensés par les flux de dissémination. Le travail de Thomas (1994) montrant que les extinctions résultent moins d'évènements aléatoires que de transformations défavorables des habitats, nous pouvons en outre penser que l'abandon progressif des activités sylvicoles dans les îlots serait un facteur important d'appauvrissement.

Bruneau de Miré (2005), à propos de la biodiversité des arthropodes dans la forêt de Fontainebleau, a souligné l'importance paradoxale de certaines activités humaines pour le maintien de la richesse d'un espace que certains voudraient mettre à l'abri de l'homme ; il conclut : « *Aussi ne peut-on sans danger pour la biodiversité soustraire à l'action de l'homme des paysages façonnés par lui depuis des millénaires* ». Cela est vrai pour un espace patrimonial extraordinaire ; et ce l'est aussi pour des petits fragments de « nature ordinaire » dispersés dans l'espace rural. Qui plus est, l'avenir de ceux-ci est totalement indissociable de celui des matrices agricoles où ils s'inscrivent.

Le devenir de la biodiversité apparaît comme de plus en plus dépendant des projets locaux de gestion des territoires, et n'échappe pas à de difficiles débats éthiques sur les valeurs qu'on peut accorder à la biodiversité (Blandin, 2004). Chiva (1995) soulignait que les paysages ruraux, en tant que bien patrimoniaux, doivent conserver une plasticité suffisante pour assurer une adaptabilité correcte à des situations et à des usages non prévisibles à un moment donné. Une telle perspective invite à ne plus se contenter d'une conception de la conservation de la nature qui voudrait, de façon quasi fixiste, préserver un équilibre supposé idéal, mais à s'inscrire dans une perspective évolutionniste lui substituant l'idée d'adaptabilité durable (Blandin, 2005).

---

Marine Linglart  
Ecosphère, 3 bis, rue des Remises, F-94100 Saint-Maur-des-Fossés.  
Patrick Blandin  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
Département « Hommes – Nature – Sociétés » UMR 5145  
« Eco-anthropologie et Ethnologie » CP 135  
57, rue Cuvier 75005 Paris  
blandin@mnhn.fr

### Remerciements

Le projet « Devenir des îlots boisés dans les plaines de grande culture. L'exemple du Gâtinais nord occidental » (1992-1994) a été soutenu par le Programme Interdisciplinaire du C.N.R.S. « Environnement, Vie et Sociétés » (Programme thématique « Systèmes Écologiques et Actions de l'Homme »). Il a mobilisé une quarantaine de chercheurs avec lesquels nous avons partagé cette aventure passionnante mais jamais simple de la construction d'une recherche interdisciplinaire. La thèse de M. Linglart (1996-2000) a bénéficié d'une allocation du Ministère chargé de la recherche.

### Bibliographie

- Anonyme, (2004), *La Stratégie nationale pour la biodiversité*. Éditions du ministère délégué Recherches et nouvelles Technologies, Paris : 49 p.
- Arnould, P. (1991), « Forêts, nouvelles forêts, vieilles forêts », *Actes du 113<sup>e</sup> Congrès National des Sociétés Savantes, Strasbourg 5-9 avril 1988*. Ed. du CTHS, p. 13-30.
- Arnould, P., Hotyat, M. & Simon, L., (1997), *Les forêts d'Europe*. Nathan, Paris : 413 p.
- Arrhenius, O. (1921), « Species and area », *Journal of Ecology* 9, p. 95-99.
- Balent, G. (dir.), (1996), « La forêt paysanne dans l'espace rural ». Biodiversité, paysages, produits. *Études et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*. INRA Éditions, 29 : 267 p.
- Baudry, J., Burel, F., Aviron, S., Martin, M., Ouin, A., Pain, G. & Thenail, C., (2003), « Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? » *Landscape Ecology* 18, p. 303-314.
- Blandin, P. (1992), *Devenir des îlots boisés dans les plaines de grande culture : l'exemple du Gâtinais nord occidental*. Proposition de recherche au C.N.R.S., Programme Interdisciplinaire de Recherche « Environnement » : 37 p.

- Blandin, P. (1996a), « Naturel, culturel, le paysage rural en devenir ». *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 82, p. 45-55.
- Blandin, P. (1996b), Commentaires (de l'article « Niveaux d'organisation et écosystèmes : exemple des îlots boisés et terroirs circulaires en Gâtinais », par C.M. Girard et D. Baize), *Natures – Sciences – Sociétés* 4, p. 324-326.
- Blandin, P. (2004), Biodiversity, between Science and Ethics, In : Shakir Hanna, S.H. & Mikhaïl, W.Z.A., (eds.), *Soil zoology for sustainable development in the 21<sup>st</sup> century*, Cairo, Egypt, p. 3-35.
- Blandin, P. (2005), Développement durable ou adaptabilité durable ? De la nécessité d'une éthique évolutionniste, In : Matagne, P. (dir.), *Les enjeux du développement durable*, L'Harmattan, Paris, p. 27-45.
- Blandin, P. & Arnould, P. (1996), *Devenir des îlots boisés dans les plaines de grande culture – L'exemple du Gâtinais occidental*, Rapport final du Programme Interdisciplinaire Environnement, Vie et Sociétés, programme thématique « Systèmes Écologiques et Actions de l'Homme », C.N.R.S., 57 p.
- Blondel, J. (1995), *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*, Masson, Paris, 297 p.
- Bruneau de Miré, P. (2005), Réserve de biosphère du Pays de Fontainebleau. Un observatoire de la biodiversité des arthropodes : bilan et perspectives, *Le Courrier de la Nature*, 221, p. 25-31.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999), *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Éditions TEC & DOC, Paris, 359 p.
- Chevassus-au-Louis, B., Barbault, R. & Blandin, P. (2004), – Que décider ? Comment ? Vers une stratégie nationale de recherche sur la biodiversité pour un développement durable, In : Barbault, R. & Chevassus-au-Louis, B. (dir.) : *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Association pour la diffusion de la pensée française. Ministère des Affaires étrangères, Paris, p. 192-223.
- Chiva, I. (1995), Patrimoine naturel, culturel et aménagement du territoire rural, In : *Patrimoine naturel, patrimoine culturel* (École nationale du Patrimoine, colloque des 12 et 13 décembre 1994, Paris). La Documentation Française, Paris, p. 108-117.
- Da Lage, A. (1995), *Regards sur la forêt dans le Vexin Français et le Pays de Thelle : espaces, milieux et empreintes de l'action humaine*, Thèse de doctorat de Géographie de l'Université Paris X – Nanterre, 2 vol., 1204 p.
- Da Lage, A. & Linglart, M. (2000), De la forêt paysanne aux îlots boisés : quelle gestion pour quelle biodiversité ? *Environnement et Société* 24, p. 7-25.
- Deconchat, M. & Balent, G. (1996), Biodiversité et forêt dans un paysage agricole. Étude bibliographique, *Études et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, INRA Éditions, 29, p. 15-36.
- di Castri, F. & Younès, T. (1996), Introduction : Biodiversity, the Emergence of a New Scientific Field – Its Perspectives and Constraints, In: di Castri F, Younès T (eds), *Biodiversity, Science and Development. Towards a New Partnership*, CAB International and IUBS, Paris, p. 1-11.
- Dubost, F. & Lizet, B. (1995), Conclusion : Pour une ethnologie du paysage, in : *Paysage au pluriel. Pour une approche ethnologique des paysages*, Coll. Ethnologie de la France, Cahier 9, Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris, p. 225-240.
- Forman, R.T.T. & Godron M. (1981), Patches and structural components for a landscape ecology, *Bioscience* 31, p. 733-740.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. (1986), *Landscape Ecology*, Ed. John Wiley et Sons, 619 p.
- Forman, R.T.T., Galli, A.E. & Leck C.F. (1976), Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications, *Oecologia*, 26, p. 1-8.
- Friedberg, C. (1992), Ethnologie, anthropologie : les sociétés dans leurs « natures », In : Jollivet, M. (dir.), *Sciences de la nature, Sciences de la société. Les passeurs de frontières*, CNRS Éditions, Paris, p. 155-166.
- Galochet, M. (2001), *Les îlots boisés d'Europe, des lieux de diversité en terre de grande culture. Comparaison France et Pologne*, Thèse de doctorat en Géographie, Université Paris-Sorbonne (Paris IV), 344 p.

- Galochet, M. (2003), Des bois dans les campagnes européennes, derniers refuges de la biodiversité, *Cahiers Kubaba* n°VI, L'Harmattan, Paris, p. 37-58.
- Galochet, M., Godard, V. & Hotyat, M. (2002), Land units and the biodiversity of forest islets : from satellite images to ground analysis, In: Ryszkowskyi, L., (ed.), *Landscape ecology in agrosystems management*. Boca Raton Floride, USA, CRC Press LCC, p. 317-330.
- Gilg, O. (2003), La fragmentation des paysages forestiers : un problème pour la conservation de la biodiversité, In : Vallauri, D. (coord.), *Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France. Forêts métropolitaines*, Éditions TEC & DOC, Paris, p. 87-94.
- Girard, C.M. & Baize, D. (1996), Niveaux d'organisation et écosystèmes: exemple des îlots boisés et terroirs circulaires en Gâtinais, *Natures – Sciences – Sociétés* 4, p. 310-323.
- Gleason, H.A. (1921-22), The individualistic concept of the plant association, *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53, p. 7-26.
- Gosselin, M. & Laroussinie, O. (coord.), (2004), *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Cemagref Éditions, GIP ECOFOR, Paris, 320 p.
- Grashof-Bokdam, C.J. (1997), Forest plants in agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation, *Journal of Vegetation Science* 8, p. 21-28.
- Helliwell, D.R. (1976), The effects of size and isolation on the conservation value of wooded sites in Britain, *Journal of Biogeography* 3, p. 407-416.
- Hobbs, R.J. & Saunders D. (1993), *Reintegrating fragmented landscapes, Towards sustainable production and nature conservation*, Springer Verlag, 322 p.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999), Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation, *Biological Conservation* 87, p. 73-84.
- Hotyat, M. & Galochet, M. (2001), L'homme facteur de diversité en milieu forestier, *Bulletin de l'Association des Géographes Français*, n° 2001-2, p. 151-153.
- Hotyat, M., Galochet, M. & Liège, F. (1997), Petits bois et leurs lisières dans les plaines de grande culture : « entre nature et culture », Exemple pris dans le Gâtinais occidental, *XVIIe Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*. Éditions APDCA, Sophia Antipolis, p. 493-504.
- Jacquemyn, H., Butaye, J. & Hermy, M. (2001), Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation, *Journal of Biogeography* 28, p. 801-812.
- La Gorce, de, L. (1994), *Homme/biodiversité : l'impact des coupes forestières sur la richesse floristique d'un îlot boisé en plaine de grande culture. Exemple du Bois Bouchereau (Loiret)*, dans le *Gâtinais nord-occidental*, Mémoire de Maîtrise de Géographie, Université Panthéon-Sorbonne (Paris IV), 206 p.
- Le Cœur D. (1996), *La végétation des éléments linéaires non cultivés des paysages agricoles : identification à plusieurs échelles spatiales, des facteurs de la richesse et de la composition floristique des peuplements*, Thèse de doctorat de l'Université Rennes 1, 251 p.
- Linglart, M. (1992), *Les îlots forestiers en zone de grande culture. Choix du Gâtinais occidental, typologie et échantillonnage en vue d'établir leur origine relictuelle ou de néoformation*, Mémoire de Maîtrise de l'Université Denis Diderot (Paris 7), 130 p.
- Linglart, M. (1996), *La biodiversité végétale des petits bois en terre de grande culture*, Mémoire de Diplôme d'Études Approfondies, Université d'Orléans et Muséum National d'Histoire Naturelle, 134 p.
- Linglart M. (2000), *La biodiversité végétale des îlots boisés en terre de grande culture. Approche ethnoécologique. Exemple du Gâtinais occidental*, Thèse de doctorat en Ethnoécologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 416 p. + annexes.
- Linglart M. et Hladik A. (1999), La découverte d'*Adonis vernalis* dans un bois du Gâtinais nord-occidental, *Le Monde des plantes* 446, p. 7-8.
- Linglart M., Hladik A., de La Gorce L. et Pasquier B. (1999), Présence d'*Adonis vernalis* L. dans le Gâtinais nord-occidental ; biogéographie et réflexions sur le statut ethnoécologique d'une espèce végétale, *Biogeographica* 75, p. 145-162.

- Mac Arthur R.H. et Wilson E.O. (1963), An Equilibrium theory of insular zoogeography, *Evolution* 17, p. 373-387.
- Mac Arthur R.H. et Wilson E.O. (1967), *The theory of island biogeography*, Princenton University Press Ed., 203 p.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecoïnte, A., Dupont, P. & Keller, R. (1989), *Flore Forestière Française. 1. Plaines et collines*, Institut pour le Développement Forestier, Paris, 1785 p.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1991), Biological consequences of ecosystems fragmentation : a review. *Conservation Biology* 5, p. 18-32.
- Schnitzler-Lenoble, A. (2002), *Écologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*, Éditions TEC & DOC, Paris, 271 p.
- Teissier-Ensminger, A. (1995), Trois morceaux en forme de bois: intrication géo-juridique et droit de l'environnement, *Revue de la Recherche Juridique* XX-62, p. 839-861.
- Thomas, C.D. (1994), Extinction, colonization and metapopulations environmental tracking by rare species, *Conservation Biology* 8, p. 373-378.
- Vallauri, D. (coord.) (2003), *Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France. Forêts métropolitaines*, Éditions TEC & DOC, Paris, 261 p.
- Wilson, E.O. (1988), The currents status of biological diversity, In: Wilson E.O. & Peter F.M. (eds), *Biodiversity*, National academic Press, Washington D.C., p. 3-18.
- Zacharias, D. & Brandes, D. (1990), Species area relationship and frequency – floristical data analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. *Vegetatio* 88, p. 21-29.
- Zuidema, P.A., Sayer, J.A. & Dijkman (1996), Forest fragmentation and biodiversity : the case for intermediate-sized conservation areas, *Environmental Conservation* 23 (4), p. 290-297.